

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

Andres Pärnalaas

FLORIVOORSETE PUTUKATE MÕJU ÕISTAIMEDELE

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Virve Sõber

Tartu 2014

SISUKORD

SISSEJUHATUS.....	3
1. FLORIVOORIDE MÕJUD TAIMEDELE	5
2. FLORIVOORIDE MÕJU VARIEERUMINE AJAS JA RUUMIS	11
ARUTELU	16
KOKKUVÕTE.....	19
SUMMARY	20
KASUTATUD KIRJANDUS	21
LISAD	25

SISSEJUHATUS

Õistaimed moodustavad valdava osa maismaataimedest (Frame 2003). Biootilised tegurid, mis mõjutavad taime õitsemise ajal, võivad oluliselt mõjutada taime paljunemisedukust. Need tegurid võivad taimele olla nii kasulikud - tolmeldamine, kui ka kahjulikud - õieosade ärasõõmine ehk florivooria (McCall ja Irwin 2006). Florivooria hõlmab igasugust herbivoori poolset kahju tekitamist õiepungadele või õitele enne seemnekatete moodustumist (Burgess 1991) ja mõjutab seeläbi potentsiaalselt taime paljunemisedukust.

Nagu tolmeldajadki, on õieosadest toituvad putukad looduses laialt levinud ja esindatud on nii generalistid kui ka spetsialistid. Mõned putukad on spetsialiseerunud ainult õitest toitumisele, samas on liike, kes toituvad võimaluse avanedes õieosadest, aga tavapäraselt toituvad muudest taimekudedest (Bandeili ja Müller 2010). Paljude putukaliikide puhul on florivooria omane vaid mingile kindlale arengustaadiumile, näiteks toitutakse õitest vastsenä (McCall 2008).

Tolmeldajate ja florivooride vahele ei ole võimalik tõmmata selget piiri. Florivoorid võivad osaleda mingil määral tolmeldamises (Utelli ja Roy 2001; Herrera jt 2002), kuid esineb ka süsteeme, kus florivoor on ühtlasi ka põhiline tolmeldaja (Althoff jt 2013). Sageli on nende suhteline tolmeldamisefektiivsus madal ja nad ei ole peamised õietolmu edasikandjad. Seega oleneb nende staatus kas antagonistide või mutualistidena tolmeldamisefektiivsuse ja tekitatava kahju suhtest. Samuti võib mingi putuka staatus kas antagonisti või mutualistina varieeruda ajas ja ruumis (Althoff jt 2013).

Putuktolmlevate õistaimede jaoks on tolmeldavad putukad hädavajalikud ning paljud õietunnused on evolutsioneerunud tolmeldajate ligimeelitamiseks (Fenster jt 2003). Atraktiivsed õied meelitavad aga ligi ka õitest toituvaid putukaid, kes enamasti ei osale tolmeldamises, küll aga võivad hävitada õite elutähtsad osad (McCall ja Irwin 2006). Nendepoolne evolutsiooniline surve võiks anda tulemuseks vähem atraktiivsed õied (Ågren jt 2013). Seega evolutsioneeruvad õietunnused kahe vastandliku valikutegurite rühma tagajärjel (Frame 2003; McCall ja Irwin 2006; McCall ja Barr 2012; Ågren jt 2013; Theis ja Adler 2013). Selline vastandlik valikusurve võib looduses viia olukorrani, kus õietunnused ei vasta üks-ühele tolmeldajate eelistustele (McCall jt 2012), viidates sellega antagonistide olulisusele õietunnuste evolutsioonis (Frame 2003; McCall ja Irwin 2006). Samas on õisi kahjustavate antagonistide poolset valikusurvet õietunnustele vähem uuritud kui mutualistide poolset.

Põhjusteks on nii tolmeldajate olulisuse kontseptsioon kui ka antagonistide poolsete interaktsioonide keerukus ja raskesti jälgitavus.

Käesoleva lõputöö eesmärgiks on anda ülevaade teadusartiklitest, kus on dokumenteeritud florivoorsete putukate poolset potentsiaalset valikusurvet õietunnustele või mõju peremeestaimede paljunemisedukusele. Sealhulgas on töö eesmärgiks välja selgitada, milliseid õie- või muid taime reproduktiivtunnuseid võivad florivoorid mõjutada. Lisaks annab töö ülevaate sellest, kuidas florivooride mõju taimedele varieerub ajas ja ruumis.

1. FLORIVOORIDE MÕJUD TAIMEDELE

Olenevalt florivoorist ja konkreetse taime õite morfoloogiast ja arengustaadiumist, võivad florivoorid kahjustada nii õite erinevaid osi kui ka erinevas arengujärgus olevaid õisi (Ogura ja Sakai 2009). Florivoorsed putukad võivad seejuures hävitada kas terve õie, või ainult teatud õieosad. Õis võib kahjustatud saada juba väga varases arengus. Õitsemisseni jõudnud õite puhul võib florivooride poolt põhjustatud kahju varieeruda olenevalt kahjustatavatest õiestruktuuridest ja kahjustuste ulatusest (vt Lisa 1). Olenemata sellest, kuidas florivoor täpselt taime kahjustab, on sellised interaktsioonid üldjuhul taime jaoks kahjulikud ja ka energeetiliselt kulukad (McCall ja Irwin 2006).

Florivoorid võivad taimede paljunemisedukust mõjutada nii otseselt kui ka kaudselt (Krupnick, Weis ja Campbell 1999; McCall ja Irwin 2006). Õieosadest toituvate putukate kahju taime jaoks võib avalduda erinevatel tasanditel ja kahjulike interaktsioonide tulemus taime seisukohast võib, aga ei pruugi, avalduda vähenenud paljunemisedukuses (Malo jt 2001; Herrera jt 2002). Otsesed mõjud on tingitud reproduktiivorganite otsesest hävitamisest ja õieosade tarbimisest põhjustatud troofilistest kadudest.

Florivooride kõige otsesem mõju taime seemnetoodangule ja seeläbi potentsiaalselt vähenenud paljunemisedukusele avaldub gameetide konsumeerimises (McCall ja Irwin 2006). Gameetid moodustavad taime biomassist ja õiest väikese osa, kuid nende hävitamine võib taime paljunemisedukuse seisukohast olla väga tähtis (Krupnick ja Weis 1999). Florivoorid võivad vähendada nii oovulite kui ka tolmuterade hulka. Oovulite hävitamisest tulenevat kahju on lihtsam mõõta, sest see avaldub otseselt seemnetoodangus, samas tolmuterade hävitamisest tulenev kahju ei ole nii otseselt täheldatav (Krupnick ja Weis 1999). Mõned uurimused on florivooride kahjude hindamisel eraldi välja toonud kahju emasfunktsioonile ja kahju isasfunktsioonile (Krupnick ja Weis 1999; Leege ja Wolfe 2002). Kahju emasfunktsioonile avaldub otseselt oovulite kahjustamises, millest tuleneb väiksem vilja- ja seemnesaak, otsene kahju isasfunktsioonile avaldub tolmuterade hävitamises. Näiteks hiilamardikaline *Meligethes rufimanus* (sgk *Nitidulidae*) kahjustab taimel *Isomeris arborea* (sgk *Capparaceae*) nii emas- kui ka isasfunktsiooni otseselt gameetide hävitamise teel, mille tagajärjel vähenes *I. arborea* vilja- ja seemnesaak võrreldes florivooride eest kaitstud taimedega. Hooaja lõikes võisid kaitsmata taimed produtseerida kuni 50% vähem õisi, kui kaitstud taimed ja paljudel avanenud õitel olid kahjustatud emakad ning tolmukad (Krupnick ja Weis 1999).

Otsene florivooride poolne kahju ei pruugi piirduda ainult gameetide hävitamisega. Florivoorid võivad hävitada terve õie või areneva õiepunga, või siis kahjustada neid piisavalt, nii et õie edasine areng ei ole võimalik. Osade florivoorsete putukate elustrateegia juure käib terve õiepunga eemaldamine taime küljest (Penet, Collin ja Ashman 2008). Kui ka õiepung jääb taimele alles, võib see taime seisukohast muutuda kasutuks. Taimed võivad kahjustatud pungade arengu ise peatada, et mitte raisata ressursse (Cascante-Marín, Wolf ja Oostermeijer 2009). Näiteks epifüütne bromeelialine *Werauhia gladioliflora* (sgk *Bromeliaceae*) Costa Ricas võib ühe neljandiku oma potentsiaalsetest viljadest kaotada kiletiivalise *Eurytoma werauhia* (sgk *Eurytomidae*) tõttu. *E. werauhia* vastsed toituvad õiepunga sees ja närivad ennast seejärel pungast välja. Kahjustatud punga areng peatub (Cascante-Marín, Wolf ja Oostermeijer 2008). Väiksem viljade arv võib ilmselt kajastuda ka väiksemas seemnesaagis, mis võib mõjutada taime paljunemisedukust.

Õitest toituvad anatgonistid võivad otsese gameetide hävitamise kõrval vähendada taime potentsiaalset paljunemisedukust ka kaudsemal teel. Kaudsed mõjud avalduvad kõige sagedamnini õite vähenenud atraktiivsuses tolmeldajate ligimeelitamises (Krupnick ja Weis 1999; McCall ja Irwin 2006). Kahjustatud võivad saada näiteks kroonlehed, mis võib oluliselt mõjutada õie väljanägemist ja avaldada seeläbi mõju õie atraktiivsusele tolmeldajate ligimeelitamisel (Krupnick, Weis ja Campbell 1999; McCall 2008). Florivoorid võivad vähendada üksiku õie atraktiivsust, väheneda võib ka atraktiivsete õite arv taime kohta, mis viib selle taime küllastamiste arvu languseni tolmeldajate poolt, ning kolmandaks võib langeda tolmeldajate ligimeelitamiseks mõeldud ainete hulk. Tolmeldajad võivad kahjustatud õisi mitte küllastada kas ühel neist põhjustest või siis mitme põhjuse koosmõjul.

Tolmeldajad kasutavad potentsiaalse toidutaime leidmiseks teatud taimetunnuste komplekti. Sageli on olulised õie värv ja suurus ning ka õie sümmeetria (McCall 2008). Kuna õie suurus ja sümmeetria annab sageli tunnistust taime füsioloogilisest konditsioonist, siis võimaldab selline õietunnuste komplekti hindamine saada tolmeldajal vihjeid potentsiaalse kasu suuruselt, mida on antud õie küllastamisel võimalik saada. Suuremad ja komplekssemad õied tähendavad tavaliselt suuremat toiduhulka tolmeldajale ja seetõttu võivad tolmeldajad eirata väiksemaid või ebasümmeetrilisi õisi. Samuti võivad florivoorid otseselt vähendada saadava ressursi hulka tolmeldaja jaoks. Näiteks *Nemophila menziesii* (sgk *Hydrophyllaceae*) puhul on näidatud, et nii looduslik kui ka tehiskroonlehtede kahjustamine, mis vähendas õite sümmeetriat, vähendas tolmeldajate huvi kahjustatud õite vastu. Looduslikes tingimustes kahjustasid kroonlehti põhiliselt karuslase *Platyprepia virginialis* (sgk *Arctiidae*) ja lainelase

Orgyia vetusta (sgk *Lymantriidae*), vastsed (McCall 2008). Sarnaselt põhjustas õite kahjustamine hiilamardika *Meligethes rufimanus* (sgk *Nitidulidae*) poolt vähenenud tolmeldajate külastusi *Isomeris arborea* (sgk *Capparaceae*) puhul. *M. rufimanus* vähendab õite atraktiivsust: õis kattub vildiga ja ei avane korralikult. Näidati, et mesilased külastavad kolm korda tõenäolisemalt kahjustamata õit kui sama taime kahjustatud õit (Krupnick, Weis ja Campbell 1999).

Kuigi õieosade kahjustamine võib vähendada õie edukust tolmeldajate ligimeelitamisel, ei ole see alati nii. Seega ei ole visuaalsed õietunnused ainsad märgid, mille järgi tolmeldajad külastatavaid õisi valivad. Suureõielise orhidee, *Myrmecophila tibicinis* (sgk *Orchidaceae*), puhul ei täheldatud, et õite kunstlik kahjustamine vähendaks tema atraktiivsust mesilastest spetsialiseerunud tolmeldajate, *Eulaema polychroma* ja *Xylocopa* sp. (sgk *Apidae*), ligimeelitamisel (Malo jt 2000). Sellisel juhul on piirdub florivoori kahju taimele ainult otseste troofiliste kadudega (juhul kui ei esine kahjusid ka gameetidele).

Florivooride üheks võimalikuks negatiivseks kaudseks mõjuks taimedele, seemnetoodangu potentsiaalse vähenemise kõrval, on ka seemnete kvaliteedi vähenemine. Taimede puhul, kes on võimelised iseviljastuma, võivad florivoorid suurendada iseviljastumise tõenäosust ja seeläbi kannatab seemnete kvaliteet. Maasika *Fragaria virginiana* (sgk *Rosaceae*) puhul on näidatud, et florivoori tõttu vähenenud õite atraktiivsus ja sellest tulenev väiksem tolmeldajate külastuste arv suurendavad iseviljastumise tõenäosust hermafrodiitsete taimede puhul. Kärsaklane *Anthonomus signatus* (sgk *Curculionidae*) eelistab muneda hermafrodiitsete taimede õitesse ja need seejärel taime küljest lahti lõigata. Sellega väheneb taimel korraga õitsevate õite arv ja sellest tulenevalt tolmeldajate külastuste arv, mis antud juhul suurendab iseviljastumise tõenäosust. *A. signatus* mõjutab sellega hermafrodiitide paljunemisedukust ka sugulusristumise surve mehhanismi läbi andes sellega eelise emastele taimedele, kes ei ole võimelised iseviljastumiseks (Penet, Collin ja Ashman 2008). Samuti leidsid Krupnick ja Weis (1996), et florivoorne hiilamardikas *Meligethes rufimanus* võib suurendada *Isomeris arborea* iseviljastumise tõenäosust, mille läbi võib väheneda seemnete kvaliteet.

Florivooride otseste ja kaudsete negatiivsete mõjude eristamine võib olla mõnevõrra tinglik, sest sageli esinevad need koos, mis muudab raskeks ühe või teise suhtelise tähtsuse hindamise. Samas võimaldab nende kahe eristamine paremini mõista florivoorsete putukate interaktsioone taimede ja tolmeldajatega (McCall ja Irwin 2006). See, kas konkreetne taim kannatab lisaks otsestele kahjudele ka mitte otseste kahjude all, oleneb taimest ja taime

tolmeldavate putukate eripärast. Kui kasutada tolmeldamissündroomide kontseptsiooni, siis võib öelda, et florivooride kaudsed mõjud taimedele ja see, kas need kajastuvad vähenenud atraktiivsuseks tolmeldajate ligimeelitamisel, sõltuvad konkreetse taime tolmeldamissündroomist. Kahju ulatus taime jaoks sõltub sellest, millised õietunnused meelitavad ligi tema põhilisi tolmeldajaid ja kas need tunnused saavad kahjustatud.

Et hinnata florivooria mõju paljunemisedukusele tervikuna, tuleb lisaks seemnetoodangu suuruse hindamisele arvestada neist kasvanud idandite arvukust ning nendest uuesti paljunemiseni jõudnud taimede arvu. Ohaka *Cirsium canescens* (sgk *Asteraceae*) puhul hindasid Louda ja teised (1995) florivooride mõju nii seemnetoodangule, idandite arvule ja idanditest täiskasvanud taimeni jõudnud isendite arvukusele. Ohakat *C. canescens* kahjustavad kaks kiletiivalist: *Orellia occidentalis* ja *Paracantha culta* (sgk *Tephritidae*), ning lisaks *Homoeosoma stypetallum* (sgk *Pyralidae*). Antagonistid toituvad nii õitest kui ka õiepungadest ja võivad viia kahjustatud õiepunga arengu peatumiseni, vähendades seeläbi seemnetoodangut (Lamp jt 1981). Antagonistide eest kaitstud kontrollide abil leiti, et muud võimalikud tegurid ei olnud ei seemnetoodangu ega ka hilisema järglaste arvukuse seisukohast limiteerivad ja et just florivoorid vähendavad *C. canescens* paljunemisedukust läbi vähenenud seemnetoodangu (Louda jt 1995). Sellised tööd, kus hinnatakse florivooride mõju taime summaarsele paljunemisedukusele, võimaldavad analüüsida, kui suurt rolli võivad florivoorid omada taimepopulatsioonidele võrreldes teiste arvukust limiteerivate teguritega. Kui nendele andmetele lisada antagonistide poolt põhjustatud kahjude varieeruvus ajas ja ruumis, on võimalik ennustada, millist rolli mängivad antagonistid taimepopulatsiooni dünaamika kujundajatena. Teisalt on interaktsioonid florivooride ja taimede vahel sageli keerukamad kui valitud taime, *Cirsium canescens* puhul.

Erandlikult võib florivooridel olla taime paljunemisedukusele hoopis positiivne mõju. Tulikalise *Helleborus foetidus* (sgk *Ranunculaceae*) puhul uuriti florivooride ja tolmeldajate mõju taime paljunemisedukusele, kasutades selleks erinevaid testpopulatsioone (Florivoorid olemas, tolmeldajad olemas; florivoorid olemas, tolmeldajad puuduvad; tolmeldajad puuduvad, florivoorid olemas; tolmeldajad puuduvad ja florivoorid puuduvad). *H. foetidus* õisi ja arenevaid vilju kahjustasid peamiselt *Trigonophora flammea* (sgk *Noctuidae*) vastsed ja hiired. Florivooridel oli oluline negatiivne mõju idandite arvule olukorras, kus ka tolmeldajad pääsesid taimedele ligi. Tolmeldajate positiivne efekt idandite arvule avaldus juhul, kui florivoorid olid süsteemist eemaldatud. Seevastu tolmeldajate puudumisel oli antagonistidel idandite arvule positiivne mõju – ilmselt juhusliku tolmeldamise tõttu (Herrera

ja Medrano 2002). Seega ei tähendanud edukas tolmlamine tingimata suuremat järglaskonda, sest antagonistide mõju tasakaalustas tolmeldajate positiivse efekti. Sarnaselt võis tolmeldajate puudumise korral antagonistidel olla isegi mõningane positiivne mõju. Taime paljunemisedukus väljendatuna idandite arvus sõltus seega mutualistide ja antagonistide koosmõjust.

Sageli kasutavad antagonistid sobivate õite leidmiseks samu tunnuseid mida tolmeldajadki (Theis ja Adler 2012). Kui sama õietunnus mõjub atraktiivsena nii mutualistidele kui ka antagonistidele, võiks eeldada, et toimub vastandlik valikusurve selle konkreetse tunnuse suhtes (Irwin jt 2003). Lisaks visuaalselt hinnatavatele õietunnustele nagu värvus, suurus ja kuju, võivad nii tolmeldajad kui ka florivoorid kasutada teisi tunnuseid, näiteks lõhna (Meindl jt 2013; Theis ja Adler 2012). Kõrvitsalise *Cucurbita pepo* var. *texana* (sgk *Cucurbitaceae*) puhul suurendas kunstlik aroomierituse stimuleerimine florivoorse mardika *Acalymma vittatum* (sgk *Galerucinae*) esinemist õitel märgatavalt. Samas ei meelitanud rohkem lõhnavad õied ligi rohkem tolmeldajaid (hüpotees: tolmeldajad ei reageerinud kontsentratsiooni erinevustele erinevalt florivoorsest mardikast). Töö näitas ka, et florivooride arvu suurenemisel oli negatiivne mõju *C. pepo* seemnetoodangule, millest võib järeldada, et õie aroom on üks sellistest tunnustest, mille suhtes toimub antagonistlik valik florivooride ja tolmeldajate poolt. Aroomi eritus on tasemel, millest suurem aroomieritus mõjuks taimale negatiivselt suurenenud florivooride arvukuse tõttu ning väiksem aroomieritus ei meelitaks ligi piisavalt tolmeldajaid (Theis ja Adler 2012).

Florivoorid võivad ühe taimepopulatsiooni sees eelistada mingisuguste tunnustega taimi teistele. Kahekojaliste taimede puhul võivad florivoorid eelistada ühest soost taimi. *Eurya japonica* (Theaceae) on kahekojaline taim, millel esineb sugudevaheline dimorfism õiepungade keemilises kaitses florivooride eest. Florivoorne vaksik *Chloroclystis excisa* (sgk *Geometridae*) eelistab muneda isastele õiepungadele nende väiksema fenoolsete ühendite ja tanniinide sisalduse tõttu. Vastsed arenevad ainult isastes õiepungades, emasõiepungadel vastsed surevad (Tsuji ja Sota 2011). Sellises süsteemis võivad florivoorid potentsiaalselt vähendada paljunemisedukust juhul, kui isasõite arv muutub kriitiliselt väikseks ja paljunemisedukust hakkab limiteerima õietolmu defitsiit. Kui ei ole piisavalt isasõisi, siis võib väheneda viljastumise tõenäosus, ja ka emasõied võivad osutada raisatuks. *Annona dioica* (sgk *Annonaceae*) produtseerib kahesuguseid õisi: emaseid ja hermafrodiitseid, mis asuvad erinevatel isenditel. Kärskas perekonnast *Conotrachelus* (sgk *Curculionidae*) kvalifitseeriti kui peamine õite kahjustaja. Kärskad eelistasid hermafrodiitseid õisi isasõitele, vaatamata

sellele, et isasõisi oli kaks korda rohkem kui hermafrodiitseid õisi. Hermafrodiidid võisid kärsakatele atraktiivsemad olla suurema nektarierituse tõttu. Kärsakad kahjustasid nii õiekrooni kui ka reproduktiivorganeid (Neto ja Teixeira 2005). Kuna isasõitega taimi oli kaks korda rohkem kui hermafrodiite ja tolmeldamisefektiivsus väike, siis süvendasid florivoorid veelgi taime niigi kehva paljunemispotentsiaali.

Kuigi järgmine töö ei käsitlenud florivoorsete putukate mõju, on see hea näide vastandlikust valikusurvevast mutualistide ja antagonistide poolt. Pääsusilma (*Primula farinosa*, sgk *Primulaceae*) populatsioonides (Ölandi saarel) esineb õisikuarre pikkuse dimorfism: madal morf, mille õied on maapinna ligidal ja kõrge morf, mille õied on kõrgemal. Tolmeldajad eelistavad külastada kõrgemal asuvaid õisi, kuid kõrgemal asuvate õite tõenäosus saada ära söödud on samuti suurem. Antagonistide eemaldamine mõnest katsepopulatsioonist suurendas kõrgemal asuvate õitega taimede suhtelist edukust ja nendes populatsioonides langes madalal asuvate õitega taimede arv (Årgen jt 2013)

Liigisisene polümorfism mingisuguste õietunnuste suhtes ei ole looduses haruldane. Populatsioonides, kus erinevate tunnustega morfid koos esinevad, võivad florivoorid eelistada ühte morfi teisele. *Geranium thunbergii* (sgk *Geraniaceae*) puhul eelistab kärsakas *Zaclarus geranii* (sgk *Curculionidae*) valgete õitega taimi roosade õitega taimedele. Sellest tulenevalt kahjustasid kärsakad valgete õitega taimede õisi rohkem kui roosasid õisi. Samas töös on ka välja toodud ruumiline varieeruvus *Z. geranii* poolt põhjustatava kahju suuruses, mis tuleneb kärsaka levikumustrist, mis on piiratud merepinast suhteliselt kõrgemate aladega, samas kui *G. thunbergii* leviala on oluliselt laiem (Tsuchimatsu jt 2013).

2. FLORIVOORIDE MÕJU VARIEERUMINE AJAS JA RUUMIS

Nii potentsiaalsete tolmeldajate kui ka florivooride arvukus võib ajas suuresti erineda. Ühe või teise rühma arvukus võib olenevalt erinevatest biotilistest ja abiootilistest teguritest aastate lõikes suureneda või väheneda (Ågren jt 2013). Samamoodi võib nii tolmeldajate kui ka kahjurite poolne valikusurve varieeruda ruumis. Mutualistid või antagonistid võivad eelistada mingeid kindlaid tingimusi millest lähtuvalt eelistatakse kindlat piirkonda kõrval asuvatele aladele (Utelli ja Roy 2001; Meindl, Bain ja Ashama 2013). Valikusuund sõltub nende interaktsioonide suhtelisest tugevusest. Kui antagonistide poolne valikusurve ületab tolmeldajate poolse valikusurve, siis tõenäoliselt selles kohas ja sellel ajal on nemad valikusuuna määravad ja vastupidi.

Florivooride poolse kahju intensiivsus sama taime paljunemisorganitele võib olenevalt ajast ja kohast varieeruda. Näiteks *Yucca filamentosa* (sgk *Agavaceae*) tolmeldajaks on *Tegeticula cassandra* (sgk *Prodoxidae*). *T. cassandra* on ühtlasi ka *Y. filamentosa* kahjur, kelle vastsed arenevad taime viljades. *Y. filamentosa*l toituvad ka kaks florivoori: generalistist nokaline *Leptoglossus phyllopus* (sgk *Coreidae*) ja spetsialistist süsiklane *Hymenorus densus* (sgk *Tenebrionidae*) (Althoff jt 2013). Oma töös leidsid uurijad, et antud süsteemis esineb oluline ajaline varieeruvus florivooride poolt põhjustatud kahju suuruses. Aastatel, mil *L. phyllopus* arvukus oli suur ja õitsevate taimede arv oli väike, põhjustas *L. phyllopus* olulist kahju õite hävitamise tõttu. Samas *H. densuse* mõju võis aastatel, mil oli palju õitsevaid taimi ja vähe mardikaid, olla positiivne, sest muuhulgas tarbis mardikas ka tolmeldaja *T. cassandra* mune, millel võis olla positiivne efekt seemnetoodangule, sest *T. cassandra* vastsed arenevad *Y. filamentosa* viljades. Antud süsteemi näitel võib öelda, et interaktsioonid taimede, tolmeldajate ja florivooride vahel võivad esiteks olla keerukad ja teiseks võib konkreetse interaktsiooni kasu või kahju sõltuda konkreetse interaktsiooni avaldumise ajalisest kontekstist ja sellel ajahetkel avalduvatest teistest interaktsioonidest.

Florivooride arvukus ja selle muutumine ajas ja ruumis on kõige lihtsamaks ajalis-ruumilise varieeruvuse põhjustajaks. Antagonistide arvukust võivad mõjutada paljud tegurid. Nii võib florivooride arvukus ajas ja ruumis varieeruda sõltuvalt ilmastikutingimustest, eelmise aasta paljunemisedukusest, potentsiaalsete kiskjate ja parasiitide arvukusest, toiduks sobivate taimede rohkusest ja ilmselt veel paljudest teguritest. Näiteks võivad florivoorid võimaluse korral eelistada suuremaid taimepopulatsioone väiksematele, sest neid on kas lihtsam leida,

või tundub suurem grupp taimi ahvatlevam (Root 1973). Ruumiline varieeruvus florivooride potentsiaalses mõjus taime paljunemisedukusele oleneb sellisel juhul konkreetse taime, millset florivoor toitub, asustustihedusest konkreetsetes kasvukohas. Näiteks must vägihein (*Verbascum nigrum*, sgk *Scrophulariaceae*) kannatas suurema tõenäosusega kärsaklase *Cionus nigratarsis* (sgk *Curculionidae*) poolse florivoorse kahju all suuremates populatsioonides. Nii *C. nigratarsis* arvukus kui ka kärsaka mõju seemnetoodangule oli suuremates taimepopulatsioonides suurem. Samas ei andnud florivooride eelistus suuremate populatsioonide suhtes eelist väiksemates populatsioonides kasvavatele isenditele, sest sarnaselt florivooridele, eelistasid ka tolmeldajad külastada suuremaid populatsioone (Söber jt 2009).

Samas ei pruugi florivoorid eelistada suuremaid taimepopulatsioone väiksematele. *Trichogoniopsis adenantha* (sgk *Asteraceae*) õisikutest toituvad antagonistid põhjustasid sarnases ulatuses kahjustusi nii suurtes kui väikestes populatsioonides. Kuna suuremates populatsioonides oli tolmeldajate külastuste arv suurem ja puudus korrelatsioon florivooride poolse kahju ja populatsiooni suuruse vahel, siis saavutasid seeläbi eelise suuremates populatsioonides kasvavad taimed (Salomão jt 2006). Üheks võimalikuks põhjuseks, miks florivoorid ei eelistanud suuremaid lappe, võib olla, et ka potentsiaalsete kiskjate või parasiitide arv on suurematel lappidel suurem (Salomão jt 2006). Kuna *T. adenantha* florivoorsete antagonistide hulka kuulus putukaid erinevatest seltsidest (*Diptera*, *Lepidoptera*). Võib ka olla, et vähemalt osadel florivoorsete antagonistide puhul ei olnud populatsiooni suurus toidu allika või munemiskoha leidmisel tähtis.

Ajaline ja ruumiline varieeruvus võib esineda ka taime õitsemisfenoloogias või õietunnuste morfoloogias või ka taime füsioloogilises seisundis, mis omakorda võib viia erinevusteni florivooride poolt põhjustatava kahju suuruses. Kaktuse *Opuntia microdasys* (sgk *Cactaciae*), õiepungades arenev leediklane *Olycella junctolineell* (sgk *Pyralidae*) põhjustas keskmiselt kuni 30% õiepungade ja õite aborteerimist taime poolt. *O. Junctolineell* eelistas pigem rünnata taimi, mis kannataid abiootilise stressi all. (Piña jt 2010). *Arabidopsis halleri* (sgk *Brassicaceae*) kahe populatsiooni uurimisel selgus, et florivoorse mardika *Phaedon brassicae* (sgk *Chrysomelidae*) esinemine ühes populatsioonis suunas valikut varasema õitsemise kasuks. Populatsioonis, kus vastavat mardikat ei esinenud, puudus oluline eelis varem õitsevatel taimedel. Mardikas sööb *A. halleri* õisi ja õiepungi, kuid ei kahjusta oluliselt

valmivaid vilju, andes seega paljunemiseelise taimedele, kes on mardikate ilmumise ajaks juba ära õitsenud (Kawagoe ja Kudoh 2010).

Laia levialaga taimeliikide või –liikide puhul, mis võivad asustada väga erinevaid kasvukeskkondi, võivad kasvukoha erinevused põhjustada erinevusi antagonistide kahjus õitele. Näiteks võib kahju suurusel mingile taimeliigile mõjutada pinnase eripära, millel taim kasvab. *Mimulus guttatus* (sgk *Phrymaceae*) on mulla suhtes tolerantne taim, mis kasvab nii väga aluselisel kui ka tavalisel mullal. Väga aluselisel mullal kasvanud taimed kannatasid tunduvalt vähem florivooride poolse kahju all kui taimed, mis kasvasid normaalsel mullal. Need tulemused viitavad sellele, et florivoorid suudavad eristada erinevatel muldadel kasvanud taimede keemilisi profile ja võivad teatud juhul eelistada mingisuguses keskkonnas kasvanud taimi teistsuguses keskkonnas kasvanud taimedele (Meindl jt 2013).

Mingi keskkonnagradiendi eri otstes võivad sama taimeliiki ekspluateerida erinevad putukaliigid. Vastavalt sellele võib erineda ka florivooride poolt põhjustatud kahju olemus ja suurus. *Aconitum lycoctonum* (sgk *Ranunculaceae*) asustab Šveitsis laia kõrgustevahemikku. Merepinnast kõrgemal (2000m) tekitasid õiekahjustusi nektarit röövivad putukad, näiteks kimalane *Bombus wurflenii* (sgk *Apidae*), kes närib nektarile ligipääsemiseks õie sisse augu. Madalamal kui 500 meetrit merepinnast oli põhiliseks õie sisse aukude närijaks aga hiilamardikas *Meligethes viridescens* (sgk *Nitidulidae*), kes toitub peamiselt õietolmust. Kui *A. lycoctonum* suhet nektariröövlitega võis vaadelda mutualistlikuna, sest nad ei mõjutanud täheldatavalt taime paljunemisedukust negatiivselt ja olid pigem madala efektiivsusega tolmeldajad, siis õietolmust toituvad mardikad võisid hävitada pea kogu õietolmu. Samuti oli võis õitel kohati olla väga palju mardikaid, mis võib vähendada tolmeldajate huvi sellise õie vastu (Utelli ja Roy 2001)

Florivooride poolse kahju mõju suurus taime jaoks võib oleneda selle tekitamise ajast. See tähendab, et mingisuguses arengustaadiumis õite kahjustamine võib reproduktiivses mõttes olla taime jaoks kallim, kui kahju õiestruktuuridele mingis teises arengustaadiumis. *Iris gracilipes* (sgk *Iridaceae*) toituvad liblikavastsed, näiteks *Xylena Formosa* (sgk *Noctuidae*), interakteeruvad oma toidutaimega terve taime paljunemisperioodi vältel. Kahjustused reproduktiivorganitele esinesid alates õiepunga moodustumisest kuni vilja valmimiseni. Florivooria pungadel vähendas alati õie avanemise tõenäosust ja sarnaselt vähendas toitumine arenevast viljast tõenäosust, et see vili valmib. Samas ei mõjutanud õite kahjustamine oluliselt

viljade arenemise tõenäosust (Ogura ja Sakai 2009). Võimalike põhjustena on nimetatud näiteks seda, et õiekahjustuste puhul on löögi all pigem kroonlehed, mille kahjustamine ei vähenda otseselt potentsiaalset reproduktsioonivõimet, samas kui näiteks punga staadiumis võivad kaahjustada saada ka otseselt reproduktsiooniga seotud struktuurid.

Florivooride kahju suuruse ajalise ja ruumilise varieeruvuse erinevused võivad vahendatud olla kolmandate koosluseliikmete poolt. Ohaka *Cirsium canescens* (sgk *Asteraceae*) läheduses kasvamine mõjutab positiivselt teist ohakat *Cirsium undulatum*. Mõlema liigi õisi kahjustab võõrliigist florivoorne kärsakas *Rhinocyllus conicus* (sgk *Curculionidae*). Kärsaka esinemine ohakal *C. undulatum* oli tunduvalt väiksem kui läheduses õitsemisel samal ajal *C. canescens*. Uurijad järeldasid ka, et antud kahjusuuruse varieeruvusel on oluline roll kliimal, mis mõjutab kärsaka munemisperioodi sünkroonsust kummagi ohakaliigiga (*C. canescens* õitseb varem kui *C. undulatum*) (Russell ja Louda 2005). Sarnaselt eelistab kärsakas *Zacladus geranii* (sgk *Curculionidae*) olukorras kus kaks talle toiduks sobivat taime, kurerehad *Geranium thunbergii* ja *G. yezoense* (sgk *Geraniaceae*), kasvavad koos, kurereha *G. yezoense*. Sellega vähendab *G. yezoense* nendes kooslustes, kus ta esineb koos kurerehaga *G. thunbergii* florivooride poolt põhjustatud kahju viimasele (Tsuchimatsu jt 2013).

Vastupidiselt eespool toodud näidetele võib üks koosluses esinev taimeliik ka suurendada teise taime kahjusid florivoorsete putukate tõttu. Näiteks Puerto Ricos naturaliseerunud võõrliigi *Spathoglottis plicata* (sgk *Orchidaceae*) konkurents kohaliku orhideega *Bletia patula* (sgk *Orchidaceae*) on vahendatud kohaliku kärsaka *Stethobaris polita* (sgk *Curculionidae*) poolt. Kärsakas eelistab *S. plicata* õisi, kuid kui *S. plicata* kasvab koos orhideega *B. patula*, siis kannatab ka kohalik orhidee suuremat kahju. Orhideel *B. patula* oli rohkem vilju ja vähem kärsakaid kui ta ei kasvanud koos orhideega *S. plicata* (Recart jt 2012). Kuna *S. plicata* ja *B. patula* levialad ei ole täielikult kattuvad, siis põhjustab *S. plicata* esinemine ruumilist varieeruvust *B. patula* poolt kannatatavas kahjus.

Florivooride poolse kahju suuruse ruumiline varieeruvus võib tuleneda ka inimtegevusest. Inimtegevuse tagajärjel võib koosluse liigiline struktuur suuresti muutuda, mis omakorda võimendab või nõrgendab taimede, tolmeldajate ja antagonistide vahelisi interaktsioone. *Gelsemium sempervirens* (sgk *Loganiaceae*) kannatas urbaniseerunud piirkondades suuremat florivooride ja nektarivaraste poolset kahju kui looduslikes kooslustes. *Gelsemium sempervirens* kahjurite hulka kuulub öölane *Amphipyra pyramidoides* (sgk *Noctuidae*), kelle vastsed kahjustavad nii õiekrooni kui ka emakaid ning tolmukaid. (Irwin ja Warren 2013)

Inimtegevuse võib põhjustada taimepopulatsioonide fragmenteerumist, mis võib võimendada florivooride mõju oma toidutaimedele. *Myrmecophila tibicinis* (sgk *Orchidaceae*) puhul täheldati, et fragmenteerunud populatsioonid kannatasid suuremat florivooride poolt põhjustatud otsesest kasu kui ühtsed populatsioonid (Malo jt 2000).

ARUTELU

Florivoorsed putukad võivad taimede paljunemisedukust mõjutada otseselt ja kaudselt (Krupnick, Weis ja Campbell 1999). Võimalik mõju taimede paljunemisedukusele võib avalduda otseselt reproduktiivorganite ärasõõmise näol, või siis kaudselt, läbi tolmeldajate poolse vähenenud huvi kahjustatud õite vastu (McCall ja Irwin 2006). Otsesed mõjud on tingitud gameetide hävitamisest ja õieosade kahjustamisest tulenevatest troofilistest kadudest (Krupnick ja Weis 1999) Otsese mõjude alla käib ka terve õie või õiepunga hävitamine (Penet, Collin ja Ashman 2008). Kaudseid mõjusid taimede paljunemisedukusele vahendavad tolmeldajad (McCall ja Irwin 2006). Florivoorid võivad muuta õie väljanägemist või vähendada tolmeldajate ligimeelitamiseks mõeldud substraatide hulka, mis muudab kahjustatud õied tolmeldajatele vähem atraktiivseks (McCall 2008). Vähenenud tollemiseduks võib avalduda väiksemas viljade või seemnete hulgas. Lisaks võib suurenda iseviljastumise tõenäosus, mis võib põhjustada seemnete kvaliteedi langust (Penet, Collin ja Ashman 2008).

Florivooride poolt tekitatud kahju suurus võib ajas ja ruumis suuresti varieeruda. Õitest toituvate antagonistide arvukust piiravate tegurite kõrval võib varieeruvust põhjustada ka taimepopulatsiooni struktuur või –suurus (Sõber jt 2009; Malo jt 2000). Varieeruvuse põhjuseks võivad olla ka interaktsioonid kolmandate koosluse liikmetega (Russell ja Louda 2005). Need interaktsioonid võivad florivooride poolset kahju nii suurendada kui ka vähendada (Russell ja Louda 2005; Recart, Ackerman ja Cuevas 2013). Erinevad abiootilised tegurid võivad muuta taime florivooridele ahvatlevamaks, või vastupidi (Meindl jt 2013; Herrera jt 2002). Mõnede interaktsioonide kasu või kahju võib sõltuda selle avaldumise kontekstist (Althoff jt 2013).

Enamik uurimusi on keskendunud florivooride mõju mingile kindlale aspektile. Uuritud on florivooride mõju tolmeldajatele ja seemnetoodangule (Krupnick, Weis ja Campbell 1999), õietunnuseid, mida florivoorid võiksid eelistada (Tsuchimatsu jt 2013) ja kas need eelistused võiksid põhjustada taimepopulatsioonis mingisuguseid muutusi (Ågren jt 2013). Samas on vähe töid, kus on hinnatud florivooride otseseid ja kaudseid mõjusid taimetele või taimepopulatsioonile mitmete põlvkondade vältel (Ågren jt 2013). Selline lähenemine lubaks hinnata, kas florivoorid reaalselt vähendavad taime paljunemisedukust. Näiteks seemnete arvu vähenemine florivooria tõttu ei pruugi kajastada järgmise põlvkonna arvukuses, juhul kui seemneid toodetakse suures ülehulgas. Uurides taimepopulatsioonide, kus esineb

polümorfism mingisuguse õietunnuse suhtes pikema aja vältel, võiks anda huvitavaid tulemusi mõistmaks, kuidas florivoorid mõjutavad taimepopulatsioonide geneetilist struktuuri. Sellistest uuringutest saadavate andmete kuhjumisel oleks võimalik paremnini hinnata florivooride mõju õietunnuste väljakujunemisele.

Antagonistide poolne valikusurve võib teatud taimepopulatsioonides olla aluseks populatsiooni polümorfismi säilitamisele mingisuguse tunnuse suhtes (Ågren jt 2013). Eeldusel, et esineb populatsioonisisene varieeruvus mingisuguse õietunnuse suhtes ja mutualistide ja antagonistide poolne valikusurve soosivad erinevaid variante, võib öelda, et antagonistid on sellises populatsioonis polümorfismi säilitavaks jõuks.

Florivoorid võivad potentsiaalselt mõjutada erinevaid õietunnuseid (Lisa 1). Antagonistide poolt põhjustatud võimalik valikusurve võiks eelistada ühte värvi õisi teistele (McCall, jt 2013), muuta õiekrooni suurust ja kuju (Teixido, jt 2011), õite asetust (Ågren, jt 2013), sugudevahelist tasakaalu (McCall ja Barr 2012), või siis mõnda muud tunnust või tunnuste komplekti. Kuigi on raske kindlaks teha, kuivõrd on mingisuguse konkreetse tunnuse kujunemine põhjustatud antagonistide poolsest valikusurvest ja kuivõrd muudest teguritest, leidub siiski õietunnuseid, mille kujunemist ei ole võimalik seletada tolmeldajate poolse valikusurvega, sest tunnus ei ole tolmeldajate ligimeelitamise seisukohast tähtis või koguni vähendab isendi atraktiivsust. Näiteks pääsusilma madala õisikuarrega morf, mille õie asumine maapinna ligidal ei soosi õie külastamist tolmeldajate poolt (Ågren jt 2013).

Florivooride mõju õietunnuste evolutsioonile on ka seetõttu raske kindlaks teha, et evolutsioonilised protsessid võtavad suhteliselt kaua aega ja enamasti puudub vastav andmestik, mis lubaks luua otseseid seoseid õietunnuse ning selle konkreetse tunnuse kujunemise põhjuste vahel. Florivooride mõju hindamine taime või taimepopulatsiooni paljunemisedukusele on samuti otse väga raske ülesanne. Taime paljunemisedukust mõjutavad lisaks florivoorsetele antagonistidele väga paljud nii biotilised kui ka abiotilised tegurid ning konkreetse teguri suhtelise mõju väljaselgitamine ei ole alati kas võimalik või on vähemalt komplitseeritud. Veel üheks võimaluseks hinnata florivooride mõju õietunnuste evolutsioonile oleks fülogeneetilisi võrdlevaid meetodeid kasutades analüüsida erinevate õietunnuste ja florivooria koosinemise mustreid.

Florivooride poolt õietunnustele avaldatava mõju uurimine aitab paremnini aru saada õietunnuste evolutsioonist ja seda mõjutavatest teguritest (Frame 2003). Lisaks võiks florivooride, taimede ja tolmeldajate vaheliste interaktsioonide uurimine aidata ka luua

ennustusi, kuidas mingisugused võõrliigid uues keskkonnas käituvad ja millised võiksid olla uue liigi mõjud senisele kooslusele. Selliseid mudeleid saaks kasutada näiteks looduskaitsete ohtude hindamisel.

KOKKUVÕTE

Florivoorsed putukad võivad taimede paljunemisedukust mõjutada otseselt ja kaudselt ning kahjustatud võivad saada erinevad õieosad. Otsesed mõjud tulenevad gameetide hävitamisest ja troofilistest kadudest. Kaudsed mõjud on enamasti vahendatud tolmeldajate poolt ja avalduvad taime vähenenud atraktiivsuses tolmeldajate ligimeelitamisel. Antagonistide poolt tekitatud kahju suurus võib ajas ja ruumis suuresti varieeruda. Looduses esinevad ineraktsioonid taimede, mutualistide ja antagonistide vahel on alati mõjutatud ümbritsevate biotiliste ja abiootiliste tegurite poolt ja need tegurid võivad muuta taimede, mutualistide ja antagonistide vaheliste interaktsioonide suhtelist tugevust sõltuvalt konkreetsest ajast ja kohast. Interaktsioonide rohkus ja keerukus võib florivooride mõju hindamise muuta keerukaks. Florivoorsed putukad võivad mõnedes populatsioonides olla polümorfismi säilitajateks ja muuta mingisuguste tunnustega taimede esinemissagedust populatsioonis. Florivoorsete putukate mõju uurimine õietunnuste kujunemisele ja populatsiooni dünaamikale võiks anda informatsiooni õietunnuste evolutsioonilise päritolu ja tolmeldajate ning florivooride interaktsioonide kohta. Lisaks võimaldaksid luua mudeleid, mille abil oleks võimalik hinnata näiteks võõrliikide mõju mingisugusele kooslusele.

SUMMARY

The effects of florivorous insects on flowering plants

Andres Pärnalaas

Florivores can affect plant fitness both directly and indirectly and they may damage different floral structures. Direct effects include damage to gametes as well as resource loss due to missing tissue. Florivory can also indirectly reduce plant fitness because it can alter plant attractiveness to pollinators. Spatial and temporal variation can occur in damage caused by floral herbivores. Interactions between plants, mutualists and antagonists are always affected by biotic and abiotic factors which can alter the relative strength of these interactions. Due to the multitude and complexity of these interactions estimating the effect of florivory can often be complicated. In some populations florivores can be the factor which maintains the floral polymorphism or changes the sequence of different morphs with different floral traits. Investigating how florivores can affect floral traits and change population dynamics could give valuable information about the evolution of flowering plants and help to understand interactions between pollinators and florivores. Moreover, understanding these interactions could lead to models which could, for example estimate the impact of the invasive species in new environment.

KASUTATUD KIRJANDUS

Ågren, J., Hellström, F., Toräng, P. & Ehrlén J. (2013) Mutualists and antagonists drive among-population variation in selection and evolution of floral display in a perennial herb. *PNAS* 45: 18202-18207

Althoff, D.M., Xiao, W., Sumoski, S. & Segraves K.A. (2013). Florivore impact on plant reproductive success and pollinator mortality in an obligate pollination mutualism. *Oecologia* 173: 1345-1354

Bandeili, B. & Müller, C. (2010). Folivory versus florivory – adaptiveness of flower feeding. *Naturwissenschaften* 97: 79-88

Burgess, K.H., (1991). Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants. PhD Thesis, Harvard University, Cambridge. (Ei ole otsese allikaga tutvunud)

Cascante-Marín, A., Wolf, J.H.D. & Oostermeijer, J.G.B. (2009) Wasp florivory decreases reproductive success in an epiphytic bromeliad. *Plant Ecol*, 203:149–153

Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. & Thomson, J.D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual review of ecology, evolution & Systematics* 35: 375-403

Frame, D. (2003) Generalist flowers, biodiversity and florivory: implications for angiosperm origins. *Taxon* 52: 681-685

Herrera, C.M., Medrano, M., Rey, P.J., Sañchez-Lafuente, A. M., García, M.B., Guitián, J. (2002). Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism-and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 16823–16828.

Irwin, R.E., Strauss, S.Y., Storz, S., Emerson, A., & Guibert, G. (2003). The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism in wild radish. *Ecology* 84: 1733-1743

Irwin, R.E., Warren, P.S., Carper, A.L. & Adler, L.S. (2014). Plant-animal interactions in suburban environments: implications for floral evolution. *Oecologia* 174: 803-815.

- Kawagoe, T. & Kudoh, H. (2010). Escape from floral herbivory by early flowering in *Arabidopsis halleri* subsp. *gemmifera*. *Oecologia* 164: 713-720
- Krupnick, G.A. & Weis, A.E. (1999). The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80: 135-149.
- Krupnick, G.A., Weis, A.E. & Campbell, D.R. (1999). The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology*, 80: 125-134.
- Lamp, W.O. & McCarty, M.K. (1981). Biology and ecology of Platte thistle (*Cirsium canescens*). *Weed Science* 29:686-692.
- Leege, L.M. & Wolfe, L.M. (2002) Do floral herbivores respond to variation in flower characteristics in *Gelsemium sempervirens* (*Loganiaceae*), a distylous vine? *American Journal of Botany*. 89: 1270-1274
- Louda, S.M. & Potvin, M.A. (1995) Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76: 229-245
- Malo, J.E., Leinara-Alcocer, J. & Parra-Tabla V. (2001). Population fragmentation, florivory and the effects of flower morphology alternations on the pollination success of *Myrmecophila tibicinis* (*Orchidaceae*). *Biotropica* 22: 529-534
- McCall, A.C. & Irwin, R.E. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology letters*, 9: 1351-1365.
- McCall, A.C. (2008). Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155: 729-737
- McCall, A. & Barr, C.M. (2012). Why do florivores prefer hermaphrodites over females in *Nemophila menziesii* (*Boraginaceae*). *Oecologia* 170: 147-157
- McCall, A.C., Murphy, S.J., Venner, C. & Brown, M. (2013) Florivores prefer white versus pink petal color morphs in wild radish, *Raphanus sativus*. *Oecologia* 172: 189-195
- Meindl, G.A., Bain, D.J. & Ashman, T.-L. (2013). Edaphic factors and plant-insect interactions: direct and indirect effects of serpentine soil on florivores and pollinators. *Oecologia* 173: 1355-1366

- Neto, H.F.P. & Teixeira, R.C. (2006). Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hill. (*Annonaceae*) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 20: 405-409
- Oguro, M. & Sakai, S. (2009). Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (*Iridaceae*). *Plant Ecol* 202: 221–234
- Penet, L., Collin, C.L. & Ashman, T.-L. (2009). Florivory increases selfing: an experimental study in the wild strawberry, *Fragaria virginiana*. *Plant Biology* 11: 38-45
- Piña, H.H., Montaña, C. & Mandujano M. del C. (2010). *Olycella* aff. *junctolineella* (*Lepidoptera: Pyralidae*) florivory on *Opuntia microdasys*, a Chihuahuan Desert endemic cactus. *Journal of Arid Environments* 74: 918–923
- Recart, W., Ackerman, J.D. & Cuevas A.A. (2013). There goes the neighbourhood: apparent competition between invasive and native orchids mediated by a specialist florivorous weevil. *Biol Invasions* 15: 283-293
- Root, R. (1973). Organization of a plant – arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43: 95–124.
- Russell, F.L., & Louda, S.M. (2005). Indirect interaction between two native thistles mediated by an invasive exotic floral herbivore. *Oecologia* 146: 373-384
- Salomão, A.T., Martinis, L.F., Ribeiro, R.S. & Romero G.Q. (2006). Effects of patch size and floral herbivory on seed set in *Trichogoniopsis adenantha* (*Asteraceae*) in Southeastern Brazil. *Biotropica* 38: 272-275.
- Sõber, V., Teder, T. & Moora, M. (2009). Contrasting effects of plant population size on florivory and pollination. *Basic and Applied Ecology* 10: 737–744
- Teixido, A.L., Méndez, M. & Valladares, F. (2011) Flower size and longevity influence florivory in the large-flowered shrub *Cistus ladanifer*. *Acta Oecologica* 37: 418-421
- Theis, N. & Adler, L.S. (2012). Advertising to the enemy: enhanced floral fragrance increases beetle attraction and reduces plant reproduction. *Ecology* 93: 430-435

Tsuchimatsu, T., Yoshitake, H. & Ito, M. (2014). Herbivore pressure by weevils associated with flower color polymorphism in *Geranium thunbergii* (*Geraniaceae*). *Journal of Plant Research* 127: 265-273

Tsuji, K. & Sota, T. (2011). Geographic variation in oviposition preference for male and female host plants in a geometrid moth: implications for evolution of host choice. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 141: 178-184)

Utelli, A.-B. & Roy, B.A. (2001). Causes and consequences of floral damage in *Aconitum lycoctonum* at high and low elevations in Switzerland. *Oecologia* 127: 266-273

Wise, M.J., Cummins, J.J. & Young, C.D. (2008). Compensation for floral herbivory in *Solanum carolinense*: identifying mechanisms of tolerance. *Evolutionary Ecology* 22: 19-37

LISAD

Kokkuvõttev table florivooridest ja kahjustatavatest taimedest

Kahjustatud õietunnus(ed)	Taim	Florivoor	Spetsialiseeritus	Florivoori osalemine tolmeldamises	Mõõdetud kahju ulatus ja iseloom	Taime põhiline tolmeldaja	Viide
Kroonlehed	<i>Nemophila menziesii</i> (<i>Hydrophyllaceae</i>)	<i>Platyrepia virginalis</i> (<i>Arctiidae</i>)	Generalist	Ei osale	Kahjustatud õisi 15 – 35 %	Mitmed	McCall 2008; McCall ja Barr 2012
Õiepungad (Õietolm)	<i>Isomeris arborea</i> (<i>Capparaceae</i>)	<i>Meligethes rufimanus</i> (<i>Nitidulidae</i>)	Generalist	Ei osale	Kuni 80 % õiepungade hävimine asustatud taimedel	<i>Bombus</i> spp.	Krupnick 2006 ; Krupnick ja Weis 1999
Õiepungad	<i>Fragaria virginiana</i> (<i>Rosaceae</i>)	<i>Anthonomus signatus</i> (<i>Curculionidae</i>)	Generalist	Ei osale	0-60% pungadest ära lõigatud	Paljud	Penet jt 2008
Kroonlehed	<i>Raphanus sativus</i> (<i>Brassicaceae</i>)	Mitmed	-	Ei osale	24,3-32,75% õitest kahjustatud	-	McCall jt 2012
Õied	<i>Verbascumnigrum</i> (<i>Scrophulariaceae</i>)	<i>Cionus nigratarsis</i> (<i>Curculionidae</i>)	Spetsialist	Ei osale	10 – 100 % taimedest kannatasid mingisugust kahju	<i>Bombus</i> ssp.	Söber jt 2009
Õiepungad, reproduktiivstruktuurid, arenevad seemned	<i>Cirsium undulatum</i> ja <i>C. canescens</i> (<i>Asteraceae</i>)	<i>Rhinocyllus conicus</i> (<i>Curculionidae</i>)	Ohaka spetsialist	Ei osale	-	-	Russell ja Louda 2005
Õied Arenavad viljad	<i>Spathoglottis plicata</i> ja <i>Bletia patula</i> (<i>Orchidaceae</i>)	<i>Stethobaris polita</i> (<i>Curculionidae</i>)	Orhide spetsialist	Ei osale	-	-	Recart ja Ackerman 2012

Õiekroon, õietolm	<i>Aconitum lycoctonum</i> (Ranunculaceae)	<i>Meligethes viridescens</i> (Nitidulidae)	Genera list	Ei osale	27% õitest, millele mardikal oli juurdepääs, olid kahjustatud	<i>Bombus</i> ssp.	Utelli ja Roy 2001
Õiekroon, paljunemiseks vajalikud struktuurid	<i>Gelsemium sempervirens</i> (Loganiaceae)	<i>Amphipyra pyramidoides</i> (Noctuidae)	Genera list	Ei osale	-	<i>Bombus</i> spp. <i>Apis mellifera</i>	Irwin jt 2014; Leege ja Wolfe 2002
Pungad, õied, õietolm, viljad	<i>Yucca filamentosa</i> (Agavaceae)	a) <i>Tegeticula cassandra</i> (Prodoxidae) b) <i>Leptoglossus phyllopus</i> (Coreidae) c) <i>Hymenorus densus</i> (Tenebrionidae)	a) Spetsia list b) Genera list c) Spetsia list	a) Jah b) Ei c) Ei	-	<i>Tegeticula cassandra</i>	Althoff jt 2013
Kroonlehed, emakad	<i>Geranium thunbergii</i> (Geraniaceae)	<i>Zaenidius geranii</i> (Curculionidae)	Kurereha spetsia list	Ei	Kui esinesid, siis 1,6-23,1% taimedel	Mesilas ed	Tsuchi matsu jt 2013
Õiepungad	<i>Solanum carolinense</i> (Solanaceae)	<i>Anthonomus nigrinus</i> (Curculionidae)	Spetsia list	Ei	Üks paar kahjureid ühel taimel vähendas keskmiselt õite arvu 79% võrra	-	Wise jt 2007
Õiepungad	<i>Wernuhia gladioliflora</i> (Bromeliaceae)	<i>Eurytoma wernuhia</i> (Eurytomidae)	Spetsia list	Ei	Vähendas õite arvu hinnanguliselt 25 %	Nahkhii red	Cascante-Marín jt 2009
Kroonlehed	<i>Arabidopsis halleri</i> (Brassicaceae)	<i>Phaedon brassicae</i> (Chrysomelidae)	Ristõie liste spetsia list	Ei	-	-	Kawagoe ja Kudoh 2010

Pungad, õie osad, viljad	<i>Iris gracilipes</i> (<i>Iridaceae</i>)	<i>Xylena formosa</i> (<i>Noctuidae</i>) ja teised	Genera list	Ei	50% pungadest mis ei avanenud (10-20%) olid florivooride poolt kahjustatud	-	Oguro ja Sakai 2008
--------------------------	--	---	-------------	----	--	---	---------------------

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Andres Pärnalaas

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Florivoorsete putukate mõju õistaimedele,

mille juhendaja on Virve Sõber,

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
 3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, 22.05.2014